植 物 分 类 学 报 45 (3): 257–273 (2007) doi:10.1360/aps050125
Acta Phytotaxonomica Sinica http://www.plantsystematics.com

菝葜属和肖菝葜属的核型变异和系统演化研究

[1]孔航辉[*] [1]王艾丽[*] [2]李重求[**] [1]傅承新[**]

[1](浙江大学生命科学学院植物系统进化与生物多样性实验室 杭州 310029)

[2](韩国生命工學研究院 韩国 大田 305-806)

Studies of systematic evolution and karyotypic variation in *Smilax* and *Heterosmilax* (Smilacaceae)

[1]KONG Hang-Hui[*] [1]WANG Ai-Li[*] [2]LEE Joongku[**] [1]FU Cheng-Xin[**]

[1](*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany & Biodiversity*, *College of Life Sciences*, *Zhejiang University*, Hangzhou 310029, China)

[2](*Korea Research Institute of Bioscience & Biotechnology*, Daejeon 305-806, Korea)

Abstract Smilacaceae are a taxonomically confused, cosmopolitan family of Liliales characterized by their climbing habit, reticulate leaf venation, paired petiolar tendrils, unisexual flowers, and superior ovaries. Deviations from this generalized morphology have led the division of Smilacaceae into at least three different genera and five sections within the large genus *Smilax*. The karyotypes and chromosomes of 17 taxa of *Smilax and Heterosmilax* were examined and compared with previous studies of Smilacaceae. Phylogeny and karyotype evolution of the two genera are discussed in this paper along with evolutionary trends in inflorescence morphology, in the context of gene trees based on nrDNA ITS sequences. Karyotypes of these 17 taxa are characterized as follows: (1) "woody *S. riparia*", 2*n*=32=L(2m+2st+2t)+M(4sm+4st)+S(2m+8sm+8st); (2) *S. scobinicaulis,* from Guizhou, 2*n*=32=L(2sm+4st+2t)+M(6sm(SAT)+2st)+S(2m+6sm+8st); (3) *S. china* in Shennongjia, Hubei is a diploid, 2*n*=32=L(6st)+M(4sm+6st)+S(2m+6sm+8st); (4) *S. china* in Guangxi with 4*x*, 2*n*=64=L(2sm+12st+2t)+M(4sm+8st)+S(6m+20sm+10st); (5) *S. china* from Japan with 4*x* chromosomes, 2*n*=64=L(4sm+14st+2t)+M(6st)+S(4m+28sm+6st); (6) *S. trinervula* from Guiyang, 2*n*=32=L(8st)+M(2sm+2st)+S(2m+6sm+12st); (7) *S. chingii*, 2*n*=32=L(2sm +6st)+M(4sm+4st)+S(2m+10sm+4st); (8) *S. ferox* from Kunming, a hexaploid, 2*n*=96= L(6sm+22st+6t)+M(2sm+10st)+S(6m+28sm+16st); (9) *S. lebrunii* from Sichuan, a hexaploid, 2*n*=96=L(4sm+24st)+M(4sm+10st)+S(10m+26sm+18st); (10) *S. stans* from Chongqing, 2*n*=32=L(4st+2t)+M(2sm+4st)+S(12sm+8st); (11) *S. austro-zhejiangensis* found in Zhejiang, 2*n*=32=L(4st+2t)+M(2sm+6st)+S(12sm+6st); (12) *S. umbrosa* found in Mt. Emei, 2*n*=32= L(2sm+6st)+M(2m+2sm+2st)+S(4m+8sm+6s); (13) *S. bockii* from Mt. Jingfo, 2*n*=32= L(2sm+6st)+M(6st+2m)+S(8sm+8st); (14) *S. guiyangensis* from Guiyang, 2*n*=32=L(6sm+ 2st)+M(4sm+2st)+S(2m+10sm+6st); (15) *S. vanchingshanensis* from Guizhou, 2*n*=32 =L(2sm+6st+2t)+M(4st)+S(4m+6sm+8st); (16) *S. lunglingensis* from Kunming, 2*n*=32= L(4st)+M(4sm+4st)+S(6m+6sm+6st); and (17) *S. polycephala* from Yunnan, 2*n*=32= L(2sm+ 6st)+M(2sm+6st)+S(6m+6sm+4st). The results showed that the karyotypes of *Smilax* and *Heterosmilax* are bimodal, with evidence of polyploidization, micro-variation, and variance of

---

2005-08-24 收稿, 2006-12-13 收修改稿。

基金项目: 国家自然科学基金及教育部博士点基金资助项目(Supported by the National Natural Science Fundation of China, Grant No. 30170062, and the Ph.D. Program Foundation of Ministry of Education of China, Grant No. 20020335104)。

* 共同第一作者(The two authors contributed equally to this work)。

** 通讯作者(Authors for correspondence. E-mail: joongku@kribb.re.kr, cxfu@zju.edu.cn)。

basic number from 16 to 15 and 13. We suggest that the karyotypes of the herbaceous *Smilax* species show a trend from symmetry in East Asian taxa to asymmetry in North America, but no such trend is obvious among woody species. Regarding the inflorescence, we consider the prophyll to be a persistent bract. Therefore, the branches composed of single umbels borne in axils and with a prophyll at the base of the entire branch (i.e., sect. *China* and sect. *Coilanthus*) are homologous with the inflorescences possessing a prophyll at their base, or with a node on the peduncle and only a single umbel (in sect. *Macranthae* and sect. *Smilax*). Based on this interpretation and previous published ITS sequences, it is evident that a spike of umbels lacking peduncles is the primitive type of inflorescence in Smilacaceae from which two types of inflorescences are derived: (1) a solitary umbel without a prophyll, including species within *Heterosmilax* and *Smilax* section *China* and *Coilanthus*; and (2) a panicle-like type with one to many umbels subtended by a prophyll, i.e., the species of *Smilax* sect. *Macranthae*. Furthermore, our data suggest that *Heterosmilax* should not be recognized as a separate genus, but as a subgenus closely related to species of the herbaceous section of *Smilax* and *Smilax* sect. *Coilanthus*. The herbaceous species of *Smilax*, originating in East Asia and then expanding into North America, form a monophyletic group and a common ancestry with sect. *Coilanthus*. They are recognized as *Smilax* sect. *Nemexia*. Finally, studies of *S. china* show that it is a widespread species with varying ploidy levels. In this paper, a diploid population has been documented from Hubei, suggesting that tetraploid populations were widely distributed in East Asia when Japan and Taiwan separated from the Asian mainland during the Tertiary to Middle Pleistocene. Hexaploid populations, which are common on the mainland today, were probably generated by hybridization after their isolation. In conclusion, these results show that Southwest China is a center for the distribution and differentiation of Smilacaceae today.

Key words karyotype, inflorescence, phylogeny, *Smilax*, *Heterosmilax*.

摘要 基于体细胞染色体核型及花序特征对菝葜科Smilacaceae菝葜属*Smilax*和肖菝葜属*Heterosmilax*进行了系统演化研究，报道了国产菝葜科17个分类群的核型。根据已研究的部分形态学特征和已有的核型和分子序列资料，对它们的系统进化进行了分析。结果显示: (1)整个类群的核型变异表现在二型化、多倍化、染色体的微变异以及染色体基数递减(从16–15–13), 16为菝葜类群的基本染色体基数。(2)草本菝葜的核型对称性在东亚到北美种类中，表现出从对称到不对称的变化，而木本菝葜的各组间并未表现出这种趋势。(3)先出叶(prophyll)是宿存的芽鳞，因此在菝葜组sect. *China*和土茯苓组sect. *Coilanthus*中具花序的分枝(该分枝基部具先出叶)与圆锥菝葜组sect. *Macranthae*和穗菝葜组sect. *Smilax*中着生叶腋的花序分枝或者具关节的单伞形花序是同源的；结合ITS资料，推测花序原始类型是具伞形花序无总花梗呈穗状排列的种类。从祖先类型，花序的分化朝两个方向：一为菝葜属的菝葜组和土茯苓组以及肖菝葜属的全部种类为代表的生于叶腋的单伞形花序，另一为菝葜属的圆锥菝葜组sect. *Macranthae*的全部种类构成的圆锥-伞形花序。(4)肖菝葜属的核型和ITS数据都表明其为非单系类群，与草本菝葜和土茯苓组成员为姐妹群，首次发现花被2/3联合的过渡类型——筐条菝葜*S. corbularia*，建议将肖菝葜属降为亚属，置于菝葜属。(5)核型特点支持草本菝葜是东亚起源，扩展到北美，与土茯苓组种类有共同祖先，来自于x=16的木本菝葜，赞同恢复草本组sect. *Nemexia*。(6)在广布种菝葜*S. china*中首次发现二倍体居群，已知其存在3种倍性(2x、4x和6x)，发现不同倍性居群的分布规律，推测在第三纪至更新世中期日本、台湾岛与大陆分离之前，菝葜的4x居群已广泛分布，而目前广泛分布的6x居群是岛屿与大陆分离后形成的。(7)我国西南是菝葜科现代分布和分化中心。

关键词 核型；花序演化；系统进化；菝葜属；肖菝葜属

菝葜属*Smilax* L.和肖菝葜属*Heterosmilax* Kunth.是广义百合科Liliaceae s.l.中两个雌雄异株属，目前的分类系统已普遍将其作为菝葜科Smilacaceae的主要成员(Koyama,

1960, 1984; Dahlgren, 1975; Thorne, 1983; Cronquist, 1988; Takhtajan, 1997; Conran, 1998; Judd, 1998, 1999)。Dahlgren (1985)根据网状叶脉和攀缘等性状将其归入薯蓣目Dioscoreales。Cronquist (1988)系统和最新的Robert Thorne (2000)单子叶分类系统都认为置于百合目更自然。分子系统学(*rbc*L、*ndh*F)的研究也支持该类群应与百合类群更接近(Chase et al., 1995; Rudall et al., 2000; Patterson & Givnish, 2002)。

菝葜属在全世界的种类大约350种(Takhtajan, 1997), 广泛分布于世界热带和亚热带, 以亚洲和美洲为多, 但近年来研究显示该属的种类可能不超过200种 (Cameron & Fu, 2006); 肖菝葜属约有12种, 分布于我国南方至东南亚; 类菝葜属*Ripogonum* J. R. Forster & G. Forster仅分布于大洋洲, 共6种。我国是菝葜属和肖菝葜属的主要分布区, 其中菝葜属79种, 肖菝葜属9种, 主要生长在长江以南和西南的热带和亚热带地区(Chen & Koyama, 2000)。Koyama (1960)将菝葜属分成了草本组sect. *Coprosmanthus* Torrey、菝葜组sect. *China* T. Koyama、土茯苓组sect. *Coilanthus* A. DC.、圆锥菝葜组sect. *Macranthae* Kunth、穗菝葜组sect. *Smilax* T. Koyama和多蕊菝葜组sect. *Pleiosmilax* (Seeman) A. DC.等6个组。然而, 汪发缵和唐进(1978)在《中国植物志》中仍将草本种类与菝葜组放在一起, 采用草本组的名称sect. *Coprosmanthus*。

菝葜科的细胞学研究始于Elkins (1914)对*S. herbacea* L.的研究, 至今为止, 该类群约有65种的染色体数目已有报道; 其中在国产的70多种中, 已报道了40种的数目并对27种做了核型分析(Mangaly, 1968; Vijayavalli, 1989; 傅承新, 洪德元, 1990; Fu et al., 1993, 1995; 黄爱军等, 1997)。类菝葜属的核型特征目前尚未见报道。本研究的目的旨在通过对菝葜属和肖菝葜属核型性状的研究, 探讨该类群属间及属内种间的系统演化关系, 为菝葜科系统发育的研究奠定基础。本文报道了15个种的核型及2个种的染色体数目, 并结合花序演化的可能趋势和其他性状, 探讨了菝葜科的系统发育。

1 材料和方法

材料采自野外自然生长的植株或移栽于浙江大学植物园花盆中的植物, 来源见表1。凭证标本存放在浙江大学植物标本室(HZU)。

取生长旺盛的根尖用0.05%的秋水仙碱液处理4 h, 卡诺固定液(冰醋酸:无水乙醇=1:3)固定24 h, 70%乙醇4 ℃保存备用。制片时, 根尖用蒸馏水洗净, 用1 mol/ L盐酸于60 ℃恒温水浴中解离50 s, 蒸馏水漂洗, 改良苯酚品红溶液(石炭酸-品红)滴染压片。每个居群材料的染色体计数至少观察统计30个完整的中期分裂相。核型分析至少测量5个细胞的染色体。染色体的相对长度、臂比及类型按Levan等(1964)的命名系统。核型类型参照Stebbins (1971)标准。其他参数参见Fu等(1995), 相对长度(I.R.L)=(2×染色体绝对长度)/(染色体组总长度)×100; 二倍体中, I.R.L>8.0为长染色体(L), 6.0<I.R.L<8.0为中染色体(M), I.R.L<6.0为短染色体(S); 四倍体中, I.R.L>4.0为长染色体(L), 3.0<I.R.L<4.0为中染色体(M), I.R.L<3.0为短染色体(S); 六倍体中, I.R.L>2.6为长染色体(L), 2.0< I.R.L<2.6为中染色体(M), I.R.L<2.0为短染色体(S)。臂比A=最长染色体长度/最短染色体长度; B=臂比值>2.0的染色体数/染色体总数; 着丝粒指数(CI)=短臂总长度/染色体总长度。利用刘泉和傅祖芸(2000)程序进行分析计算。

表1 材料来源
Table 1 Source of material

种名 Species	采集地 Locality	凭证标本 Voucher
牛尾菜 *S. riparia* (a woody type[1)])	云南法斗 Fadou, Yunnan, China	傅承新 (C. X. Fu) 91387 (HZU)
短梗菝葜 *Smilax scobinicaulis* C. H. Wright	贵州梵净山 Mt. Fanjing, Guizhou, China	傅承新 (C. X. Fu) 91334 (HZU)
菝葜 *S. china* L.	湖北神农架 Shennongjia, Hubei, China	傅承新 (C. X. Fu) 92103 (HZU)
	广西花坪 Huaping, Guangxi, China	傅承新 (C. X. Fu) 91040 (HZU)
	日本大阪 Osaka, Japan	傅承新 (C. X. Fu) 93301 (HZU)
三脉菝葜 *S. trinervula* Miq.	贵州贵阳六冲关 Liuchongguan, Guiyang, Guizhou, China	傅承新 (C. X. Fu) 91339 (HZU)
柔毛菝葜 *S. chingii* Wang & Tang	重庆金佛山 Mt. Jinfo, Chongqing, China	傅承新 (C. X. Fu) 92009 (HZU)
长托菝葜 *S. ferox* Wall. ex Kunth	云南昆明西山 Mt. Xi, Kunming, Yunnan, China	傅承新 (C. X. Fu) 91335 (HZU)
粗糙菝葜 *S. lebrunii* Lévl.	四川灌县 Guan Xian, Sichuan, China	傅承新 (C. X. Fu) 92031 (HZU)
鞘柄菝葜 *S. stans* Maxim.	重庆金佛山 Mt. Jinfo, Chongqing, China	傅承新 (C. X. Fu) 92015 (HZU)
浙南菝葜 *S. austro-zhejiangensis* Q. Lin	浙江泰顺 Taishun, Zhejiang, China	傅承新 (C. X. Fu) 90070 (HZU)
荫生菝葜 *S. umbrosa* J. M. Xu	四川峨眉山 Mt. Emei, Sichuan, China	傅承新 (C. X. Fu) 92045 (HZU)
西南菝葜 *S. bockii* Warb.	重庆金佛山 Mt. Jinfo, Chongqing, China	傅承新 (C. X. Fu) 92022 (HZU)
梵净山菝葜 *S. vanchingshanensis* (Wang & Tang) Wang & Tang	贵州梵净山 Mt. Fanjing, Guizhou, China	傅承新 (C. X. Fu) 91323 (HZU)
花叶菝葜 *S. guiyangensis* C. X. Fu & C. D. Shen	贵州贵阳六冲关 Liuchongguan, Guiyang, Guizhou, China	傅承新 (C. X. Fu) 93002 (HZU)
马钱叶菝葜 *S. lunglingensis* Wang & Tang	云南昆明西山 Mt. Xi, Kunming, Yunnan, China	傅承新 (C. X. Fu) 91354 (HZU)
四棱菝葜 *S. polycephala* Wang & Tang	云南马关 Maguan, Yunnan, China	傅承新 (C. X. Fu) 93039 (HZU)

1) 一个新类型。New type, forthcoming.

2 结果和分析

2.1 核型

报道了菝葜属17个分类群的核型，新报道材料的染色体参数及核型及已有记录见表2；体细胞中期染色体形态图见图1、2；对所有已研究种类的核型对称性分析见表3。

2.1.1 草本组

牛尾菜(木本种类) 本种为云南新发现的近似牛尾菜的木本种类，茎多年生，木质，体细胞观察到2*n*=32 (图1: A)，染色体数及核型为首次报道。核型为2*n*=32=L(2m+2st+2t)+M(4sm+4st)+S(2m+8sm+8st)，特点是具有3对大型染色体，其中最大的一对染色体长度达到10.83 μm，为m着丝粒染色体，和牛尾菜核型有明显差异(傅承新，洪德元，1990；Fu et al., 1993, 1995)。本材料整个核型以sm和st着丝点染色体为主，臂比值高达4.51，核型类型属3C型，显示出较高的不对称性，是一个较特殊的天然变异种。核型为首次报道。

2.1.2 菝葜组

2.1.2.1 短梗菝葜 本种与华东菝葜为一对姐妹种，两者在形态上十分相似，但短梗菝葜的花梗短于叶柄。在分布上，华东菝葜分布于我国辽东至东南沿海，而短梗菝葜分布于

表 **2** 菝葜科 38 个分类群的核型
Table 2 The karyotypes of 38 taxa in Smilacaceae

种名 Species	2n	相对长度 Relative length (%)	核型构成 Karyotypic constitution												对称性 Symmetric degree				核型 Karyotypic type
			L				M				S				A	B	A×B	CI (%)	
			m	sm	st	t	m	sm	st	t	m	sm	st	t					
菝葜属 *Smilax* L.																			
草本菝葜组 sect. *Nemexia* Rafinesque																			
白背牛尾菜 *S. nipponica* Miq.	32*	3.4–11.6	2	2	4		2	4			6	10	2		3.28	0.63	2.07	30.92	3B
牛尾菜 *S. riparia* A. DC.																			
浙江 Zhejiang	30*	3.8–11.6			8			6	2		6	6	2		3.04	0.80	2.43	26.12	3B
广西 Guangxi	30*	3.5–12.3		4	4			2	4		6	10			2.50	0.80	2.80	27.86	3B
牛尾菜 *S. riparia* A. DC. a woody type (云南 Yunnan)	32	3.4–15.2	2		2	2		4	4		2	8	8		4.51	0.88	3.95	26.31	3C
菝葜组 sect. *China* T. Koyama																			
华东菝葜 *S. sieboldii* Miq.	32*	3.6–9.7		2	6			4	4			6	10		2.69	0.94	2.53	23.32	3B
短梗菝葜 *S. scobinicaulis* C. H. Wright	32	3.5–10.2		2	4	2		6	2		2	6	8		2.95	0.88	2.58	23.51	3B
三脉菝葜 *S. trinervula* Miq.	32	3.6–10.7			8			3	3		2	6	12		2.99	0.94	2.80	21.87	3B
柔毛菝葜 *S. chingii* Wang & Tang	32	3.5–12.9		2	6			4	4		2	10	4		3.68	0.88	3.22	24.06	3B
长托菝葜 *S. ferox* Wall. ex Kunth	96	0.9–3.8		6	22	6		2	10		6	28	16		4.00	0.88	3.50	22.60	3C
粗糙菝葜 *S. lebrunii* Lévl.	96	0.9–4.0		4	24			4	10		10	26	18		4.3	0.83	3.59	22.78	3C
菝葜 *S. china* L.																			
湖北神农架 Shennongjia, Hubei	32	3.9–10.5			6			4	6		2	6	8		2.72	0.94	2.55	21.94	3B
广西 Guangxi	64	1.6–6.3		4	12	2		6	8		6	20	10		3.83	0.78	2.99	23.55	3B
日本 Japan	64	1.6–6.1		4	14	2			6		4	28	6		3.85	0.81	3.13	23.65	3B
浙江溪口 Xikou, Zhejiang	96*				20	6		6	12		(total 52)							21.83	
浙江顺溪 Shunqi, Zhejiang	96*	0.94–4.1			18	6		8	8		4	30	22		4.32	0.90	3.89	22.06	3C
小果菝葜 *S. davidiana* A. DC.	32*	3.8–10.8			8			4	4			8	8		2.89	0.94	2.72	22.86	3B
托柄菝葜 *S. discotis* Warb.	32*	3.6–18.7	2	2	2		2	2	2			16	4		5.14	0.81	4.16	31.34	3C
黑果菝葜 *S. glauco-china* Warb.	32*	3.7–16.4	2		4				4			16	6		4.48	0.81	3.63	27.82	3C
土茯苓组 sect. *Coilanthus* A. DC.																			
鞘柄菝葜 *S. stans* Maxim.	32	3.1–12.0			4	2		2	4			12	8		3.85	0.75	2.89	23.67	3B
浙南菝葜 *S. austrozhejiangensis* Q. Lin	32	3.6–11.6			4	2		2	6			12	6		3.27	0.94	3.07	22.47	3B
荫生菝葜 *S. umbrosa* J. M. Xu	32	3.8–11.2		2	6		2	2	2		4	8	6		2.92	0.75	2.18	26.14	3B
西南菝葜 *S. bockii* Warb.	32	4.0–10.3		2	6				6		2	8	8		2.58	0.94	2.42	22.97	3B
青城菝葜 *S. tsinchengshanensis* Wang	32*	3.6–11.4		2	4		2		6			14	4		3.20	0.88	2.80	25.29	3B

表 **2** (续) **Table 2** (continued)

种名 Species	2n	相对长度 Relative length (%)	核型构成 Karyotypic constitution L m	L sm	L st	L t	M m	M sm	M st	M t	S m	S sm	S st	S t	对称性 Symmetric degree A	B	A×B	CI (%)	核型 Karyotypic type
弯梗菝葜 *S. aberrans* Gagnep.	32*	3.8–9.7		2	6		4		4		2	12	2		2.52	0.81	2.04	25.83	3B
乌饭叶菝葜 *S. myrtillus* A. DC.	32*	2.6–11.6	1	1	6	2		2	2			8	10		4.47	0.94	4.20	23.76	3C
防己叶菝葜 *S. menispermoidea* A. DC.	32*	2.9–10.4	2		10		2		2		2	4	10		3.66	0.75	2.75	25.16	3B
筐条菝葜 *S. corbularia* Kunth	32*	3.3–10.2			8	2			4		2	6	10		3.07	0.88	2.80	25.29	3B
无刺菝葜 *S. mairei* Lévl.	64*	1.6–5.6		2	14	2		2	8		2	18	16		3.45	0.88	3.04	23.09	3B
土茯苓 *S. glabra* Roxb.	32*	3.6–10.9			8				10			6	8		3.07	0.94	2.89	20.22	3B
缘脉菝葜 *S. nervo-marginata* Hay.	32*	3.3–14.1		2	6			2	2		2	6	12		4.30	0.94	4.04	24.76	3C
尖叶菝葜 *S. arisanensis* Hay.	32*	3.4–11.1			4	4		2	6			10	6		3.26	0.94	3.06	21.68	3B
圆锥菝葜组 **sect. *Macranthae* Kunth**																			
花叶菝葜 *S. guiyangensis* C. X. Fu & C. D. Shen	32	3.5–10.9		6	2			4	2		2	10	6		3.08	0.94	2.89	27.99	3B
梵净山菝葜 *S. vanchingshanensis* (Wang & Tang) Wang & Tang	32	2.9–13.0		2	6	2			4		4	6	8		4.54	0.88	3.97	20.32	3C
马钱叶菝葜 *S. lunglingensis* Wang & Tang	32	3.7–11.7			6			4	4		6	6	6		3.20	0.81	2.61	24.28	3B
凹脉菝葜 *S. lanceifolia* var. *impressinervia* (Wang & Tang) T. Koyama	32*	4.1–10.9			4	2		4	4		2	6	10		2.68	0.94	2.52	21.79	3B
圆锥菝葜 *S. bracteata* Presl																			
(中国 China)	32*	3.3–12.8			4	2		6	2		4	10	4		3.82	0.81	3.09	24.48	3B
(印度 India)	32#	3.8–9.0			6				8		2	4	12						
密疣菝葜 *S. chapaensis* Gagnep.	32*	3.3–10.8			6	2		4	2			12	6		3.27	0.88	2.88	23.78	3B
银叶菝葜 *S. cocculoides* Warb.	64*	1.7–5.4			12	2		2	12	4		12	20		3.22	0.94	3.03	19.88	3B
穗菝葜组 **sect. *Smilax***																			
四棱菝葜 *S. polycephala* Wang & Tang	32	3.5–10.8		2	6			2	6		6	6	4		3.05	0.75	2.28	25.15	3B
穗菝葜 *S. aspera* L.	32#	3.2–11.2			2	4			6		2	8	10		3.00	0.94	2.81	22.22	3B
肖菝葜属 ***Heterosmilax* Kunth**																			
云南肖菝葜 *H. yunnanensis* Gagnep.	32*	3.3–11.2		2	4	2	2	4	4		2	6	6		3.39	0.75	2.54	25.28	3B
肖菝葜 *H. japonica* Kunth	32*	3.5–12.4			4	2		6	4		4	6	6		3.50	0.88	3.08	23.78	3B
合丝肖菝葜 *H. japonica* var. *gaudichaudiana* (Kunth) Wang & Tang	32*	3.2–10.8		2	6			6	2		2	4	10		3.42	0.88	3.01	25.85	3B

* Fu & Hong (1990); Fu et al. (1993, 1995); # Vijayavalli & Mathew (1987，1989). A, 臂比值; B, 臂比值大于 2.0 的染色体所占比例。A, longest/shortest; B, proportion of chromosomes with arm ratio >2.0.

我国中部至西南。体细胞观察到2*n*=32 (图1: B), 核型为2*n*=32=L(2sm+4st+2t)+M(6sm(SAT)+2st)+S(2m+6sm+8st)。本种核型特点是具有4对较大染色体, 核型以及染色体各参数和华东菝葜、小果菝葜相似(Fu et al., 1995)。整个核型以st和sm着丝点染色体为主, t着丝点染色体和m着丝点染色体仅在较大染色体和小染色体中出现。核型为首次报道。

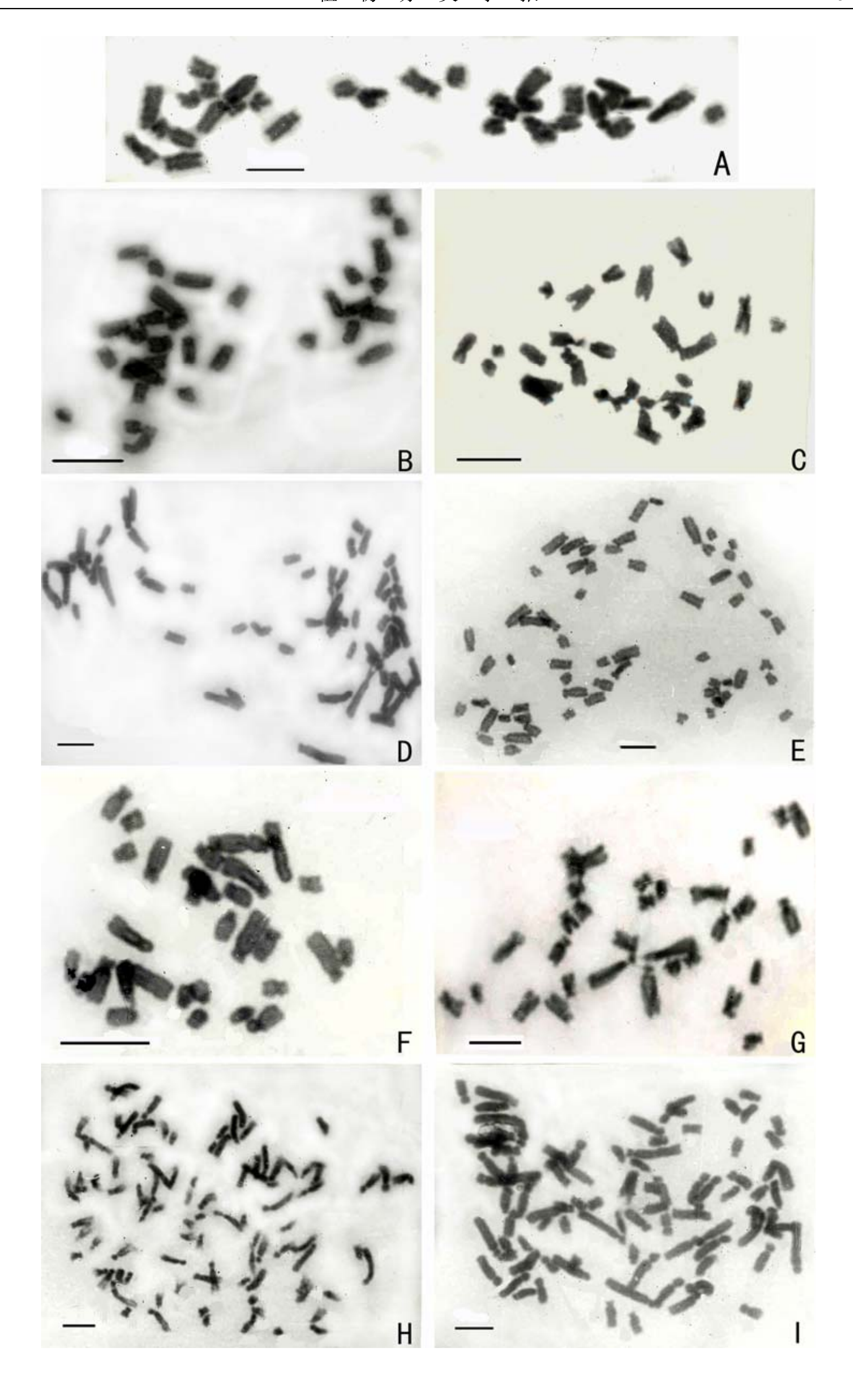
2.1.2.2　菝葜　本种为攀缘灌木, 分布很广, 主产东亚及东南亚的热带与亚热带, 往南可达泰国和缅甸, 往北可分布到山东半岛, 并且存在较大的形态变异。我们首次发现湖北神农架桥上乡居群材料的体细胞为二倍体, 2*n*=32 (图1: C), 核型为2*n*=32=L(6st)+M(4sm+6st)+S(2m+6sm+8s)。整个核型以st和sm着丝点染色体为主, 3对大型染色体全为st着丝点。全部大型和中等染色体的臂比均大于2, 这一点与菝葜其他不同倍性群体材料相似(傅承新,洪德元, 1990)。各项参数与华东菝葜、小果菝葜相似(Fu et al., 1995), 与以前所报道的浙江顺溪的六倍体菝葜存在差异, 本居群核型类型属3B型, 而顺溪居群为3C型。广西花坪居群(图1: D)和日本大阪居群(图1: E)的材料为四倍体, 2*n*=64。广西4*x*居群的核型为2*n*=64=L(2sm+12st+2t)+M(4sm+8st)+S(6m+20sm+10st), 日本大阪居群的核型为2*n*=64=L(4sm+14st+2t)+M(6st)+S(4m+28sm+6st), 且两者全部大型和中等染色体的臂比均大于2。两个四倍体间臂比和着丝粒指数较相似, 且臂比值介于二倍体(2.72)与六倍体(4.32)之间。以上核型为首次报道。

2.1.2.3　三脉菝葜　本种为落叶灌木, 分布于中国和日本。形态上在叶脱落点和果色方面与菝葜相近, 但叶较小, 仅3主脉, 花1–2朵腋生或3–5朵排成近总状花序。体细胞观察到2*n*=32, 属二倍体(图1: F), 核型公式为2*n*=32=L(8st)+M(2sm+2st)+S(2m+6sm+12st)。核型特点是4对较大染色体均为st着丝点。整个核型以st和sm着丝点染色体为主, 只有第16对染色体为m着丝点。最长与最短染色体比值为2.99, 与小果菝葜近似(2.89), 而且二者臂比大于2的染色体均为15对。核型为首次报道。

2.1.2.4　柔毛菝葜　本种为攀缘灌木, 产于中国贵州。叶背多具白色短柔毛, 而与长托菝葜相区别。体细胞观察到2*n*=32, 属二倍体(图1: G), 核型公式2*n*=32=L(2sm+6st)+M(4sm+4st)+S(2m+10sm+4st)。核型特点是具有4对大型染色体, 第1、2和4对为st着丝点, 第3对为sm着丝点。整个核型以sm和st着丝点染色体为主, 仅第13对染色体为m着丝点。最长与最短染色体比值达到3.68, 显示相对较低的对称性。染色体数及核型为首次报道。

2.1.2.5　长托菝葜　本种为攀缘灌木, 茎刺较尖锐, 叶厚革质至坚纸质, 花序托常延长, 产于中国南部至东南亚。体细胞观察到2*n*=96, 属六倍体(图1: H), 核型公式2*n*=96=L(6sm+22st+6t)+M(2sm+10st)+S(6m+28sm+16st)。整个核型以st和sm着丝点染色体为主, m着丝点染色体仅在较小染色体中出现。核型类型属3C型, 臂比和着丝粒指数与*S. china*的浙江6*x*居群相似(傅承新, 洪德元, 1990; Fu et al., 1995)。核型为首次报道。

2.1.2.6　粗糙菝葜　本种为攀缘灌木, 产于中国四川青城山, 枝条老时具疣状突起且显粗糙, 叶薄革质。体细胞观察到2*n*=96, 属六倍体(图1: I), 核型公式2*n*=96=L(4sm+24st)+M(4sm+10st)+S(10m+26sm+18st)。整个核型以st和sm着丝点染色体为主, m着丝点染色体仅在较小染色体中出现。核型类型属3C型, 臂比和着丝粒指数与*S. china*的浙江6*x*居群相似(傅承新, 洪德元, 1990; Fu et al., 1995)。核型为首次报道。


A
B
C
D
E
F
G
H
I

2.1.3　土茯苓组

2.1.3.1　鞘柄菝葜　本种为落叶灌木或半灌木, 直立, 分布于中国和日本。体细胞观察到2*n*=32, 属二倍体(图2: A), 核型公式2*n*=32=L(4st+2t)+M(2sm+4st)+S(12sm+8st)。核型特点是以st和sm着丝点染色体为主, 仅第2对大型t染色体为t着丝点染色体, m着丝点染色体仅出现在小型染色体中。最长与最短染色体比值为3.85, 臂比大于2的染色体所占百分比都与同组的防己叶菝葜*S. menispermoidea* A. DC.相同(Fu et al., 1995)。核型为首次报道。

2.1.3.2　浙南菝葜　本种为近直立灌木, 是林泉(1990)根据浙江材料发表的, 主要鉴别特征为叶披针形、花序托常伸长, 有时呈总状花序。体细胞观察到2*n*=32, 属二倍体(图2: B), 核型公式为2*n*=32=L(4st+2t)+M(2sm+6st)+S(12sm+6st)。核型特点是整个核型以st和sm着丝点染色体为主, 仅第1对大型染色体为t着丝点, 其他2对大型染色体为st着丝点。最长与最短染色体比值为3.27。核型为首次报道。

2.1.3.3　荫生菝葜　本种为直立灌木, 是许介眉(1986)在中国四川峨眉山发现的。体细胞观察到2*n*=32, 属二倍体(图2: C), 核型公式为2*n*=32=L(2sm+6st)+M(2m+2sm+2st)+S(4m+8sm+6s)。核型特点是具有4对大型染色体, 第1–3对为st着丝点, 第4对为sm着丝点。整个核型以st和sm着丝点染色体为主, 臂比值为2.92, 核型类型属3B型。核型为首次报道。

2.1.3.4　西南菝葜　本种为攀缘灌木, 分布于中国西南至缅甸。体细胞观察到2*n*=32, 属二倍体(图2: D), 核型公式2*n*=32=L(2sm+6st)+M(6st)+S(2m+8sm+8st)。核型特点是有4对大型染色体, 第1–3对为st着丝点, 第4对为sm着丝点, 和荫生菝葜相同。整个核型以st和sm着丝点染色体为主, 仅第14对染色体为m着丝点。臂比值为2.58, 比荫生菝葜核型较不对称。染色体数及核型为首次报道。

2.1.4　圆锥菝葜组

2.1.4.1　花叶菝葜　本种由傅承新等(1997)在贵州贵阳发现, 为矮小的攀缘或近直立灌木, 产于贵阳六冲关和黔灵山, 主要特征为根状茎横走, 茎四棱, 叶片上有白斑, 总花梗长于叶柄。体细胞观察到2*n*=32(图2: E), 核型公式2*n*=32=L(6sm+2st)+M(4sm+2st)+ S(2m+10sm+6st)。核型特点是4对大型染色体, 整个核型以sm和st着丝点染色体为主, 仅第13对染色体(S)为m着丝点。最长与最短染色体比值为3.08, 核型类型属3B型。核型为首次报道。

2.1.4.2　梵净山菝葜　本种为攀缘灌木, 茎几乎无刺, 产于中国的湖北、四川和贵州。体细胞观察到2*n*=32, 属二倍体(图2: F), 核型公式2*n*=32=L(2sm+6st)+M(2t+4st)+S(4m+6sm+8st)。核型特点是具有5对大型染色体, 整个核型以st和sm着丝点染色体为主, 最长与最短染色体比值为4.54, 核型类型属3C型, 不对称性较大。核型为首次报道。

2.1.4.3　马钱叶菝葜　本种为攀缘灌木, 疏生刺, 叶枯萎时暂不脱落, 产于云南中部与西

←

图1　9 种菝葜属植物的中期染色体　**A.** 牛尾菜(木本)。**B.** 短梗菝葜。**C.** 菝葜(2*x*, 湖北神农架)。**D.** 菝葜 (4*x*, 广西花坪)。**E.** 菝葜 (4*x*, 日本大阪)。**F.** 三脉菝葜。**G.** 柔毛菝葜。**H.** 长托菝葜。**I.** 粗糙菝葜。

Fig. 1.　The chromosomes of some plants in *Smilax*.　**A,** *S. riparia,* a woody type. **B,** *S. scobinicaulis.* **C,** *S. china* (2*x*, Shennongjia, Hubei). **D,** *S. china* (4*x*, Huaping, Guangxi). **E,** *S. china* (4*x*, Osaka, Japan). **F,** *S. trinervula.* **G,** *S. chingii.* **H,** *S. ferox.* **I,** *S. lebrunii.*
Scale bar=10 μm.

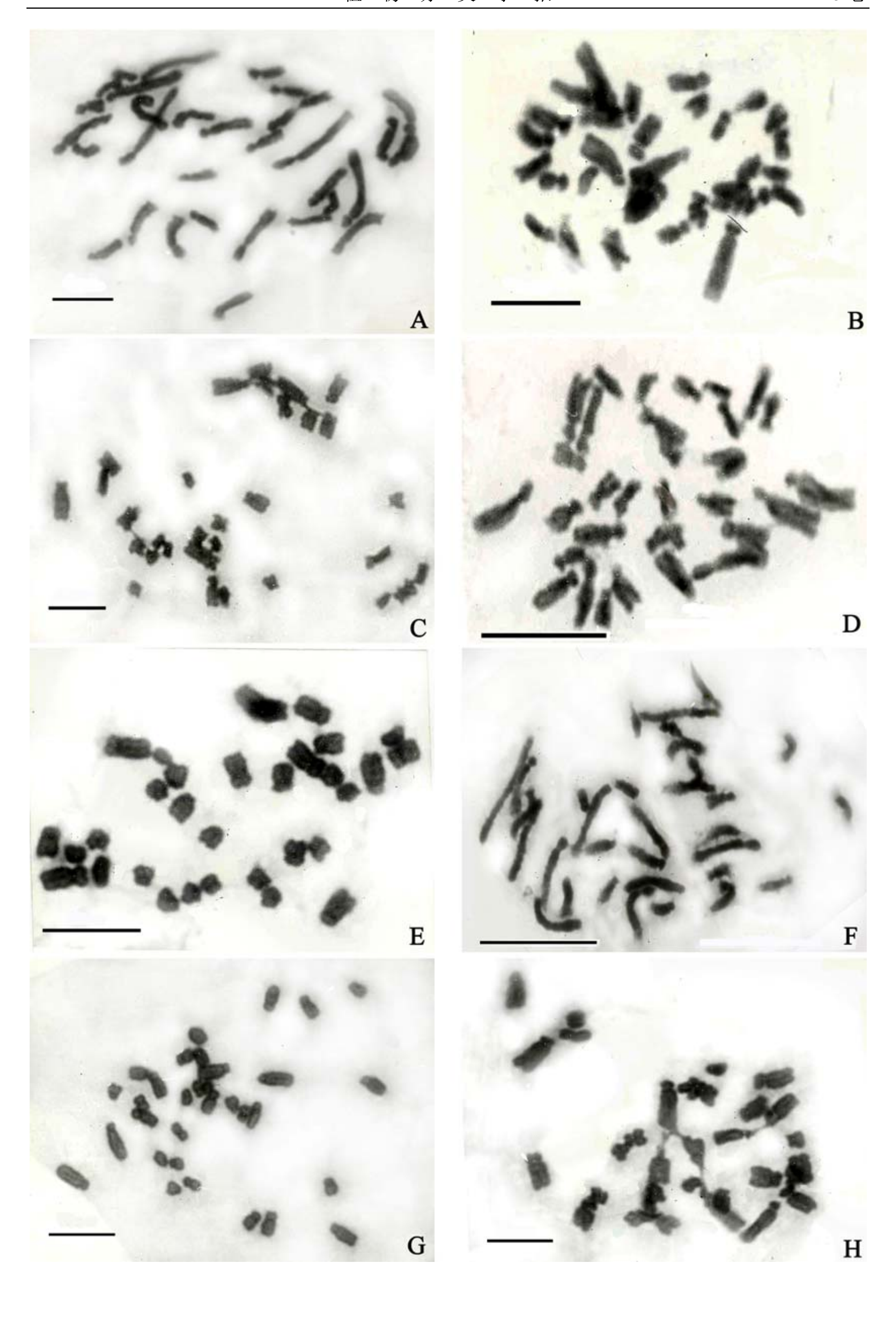

A
B
C
D
E
F
G
H

表3　菝葜属和肖菝葜属各分类群的核型对称性
Table 3　The karyotypic symmetry of *Smilax* and *Heterosmilax*

分类群 Taxon	菝葜属 *Smilax*								肖菝葜属 *Heterosmilax*
	草本菝葜组 sect. *Nemexia*		菝葜组 Sect. *China*	土茯苓组 Sect. *Coilanthus*			圆锥菝葜组 Sect. *Macranthae*	穗菝葜组 Sect. *Smilax*	
	东亚草本种 East-Asia herbaceous	北美草本种* North-America herbaceous		直立 Erect	近直立 Suberect	攀缘 Climb			
CI (%)	28.10	20.5	23.87	24.72	23.80	23.45	23.22	23.69	24.97

*根据Mangaly (1968)报道的照片计算。Calculated according to Mangaly (1968).

部。体细胞观察到2*n*=32，属二倍体(图2: G)，核型公式2*n*=32=L(4st)+M(4sm+4st)+S(6m+6sm+6st)。核型特点是3对大型染色体全为st着丝点。整个核型以st和sm着丝点染色体为主，最长与最短染色体比值为3.20，核型类型属3B型。核型为首次报道。

2.1.5　穗菝葜组

2.1.5.1　四棱菝葜　本种为木质藤本，枝条四棱形，棱上有狭翅，产于云南东南部。体细胞观察到2*n*=32，属二倍体(图2：H)，核型公式2*n*=32=L(2sm+6st)+M(2sm+6st)+S(6m+6sm+4st)。核型特点是有4对大型染色体，第1–3对为st着丝点，第4对为sm着丝点，和荫生菝葜及西南菝葜相同。整个核型以st和sm着丝点染色体为主，最长与最短染色体比值为3.05，核型类型属3B型。核型为首次报道。

2.2　花序演化特点

花序以及总花梗的关节是菝葜科分类的重要依据。形态学研究认为菝葜属内的草本菝葜组、菝葜组、土茯苓组均为叶腋生单个伞形花序，总花序梗基部不具关节；圆锥菝葜组的伞形花序常2至多个组成为圆锥花序而腋生，较少单个着生，如单个着生侧总花序梗的下部或近基部必定有一关节，并在近轴处有一先出叶(prophyll)；而穗菝葜组的单个伞形花序无花序梗，多个伞形花序在总轴上排成穗状(Koyama, 1960; Chen & Koyama, 2000)。经我们多年的观察研究，发现具单个伞形花序花序梗基部虽无先出叶，然而其先出叶可在整个着生花序的分枝基部找到，结合核型、分布等特征，推测菝葜属和肖菝葜属花序演化趋势如图3。

3　讨论

3.1　菝葜属和肖菝葜属的核型特点

从我们已研究的38种(表2)和前人报道的25种染色体数目和核型(Elkins, 1914; Lindsay, 1930; Nakajima, 1937; Ornduff, 1966; Mangaly, 1968; Fedorov, 1969; Moore, 1973, 1974; Dalgaard, 1986; Vijayavalli & Mathew, 1987, 1989; Goldblatt, 1990)，可见菝葜属和肖菝葜属的核型特点为：染色体基数(*x*)有16、15、13三种，但16是其主要基数，只有较进化

←

图2　8种菝葜的中期染色体　**A.** 鞘柄菝葜。**B.** 浙南菝葜。 **C.** 荫生菝葜。**D.** 西南菝葜。**E.** 花叶菝葜。**F.** 梵净山菝葜。**G.** 马钱叶菝葜。**H.** 四棱菝葜。
Fig. 2.　The chromosomes of eight species in *Smilax*.　**A,** *S. stans*. **B,** *S. austro-zhejiangensis*. **C,** *S. umbrosa*. **D,** *S. bockii*. **E,** *S. guiyangensis*. **F,** *S. vanchingshanensis*. **G,** *S. lunglingensis*. **H,** *S. polycephala*.
Scale bar=10 μm.

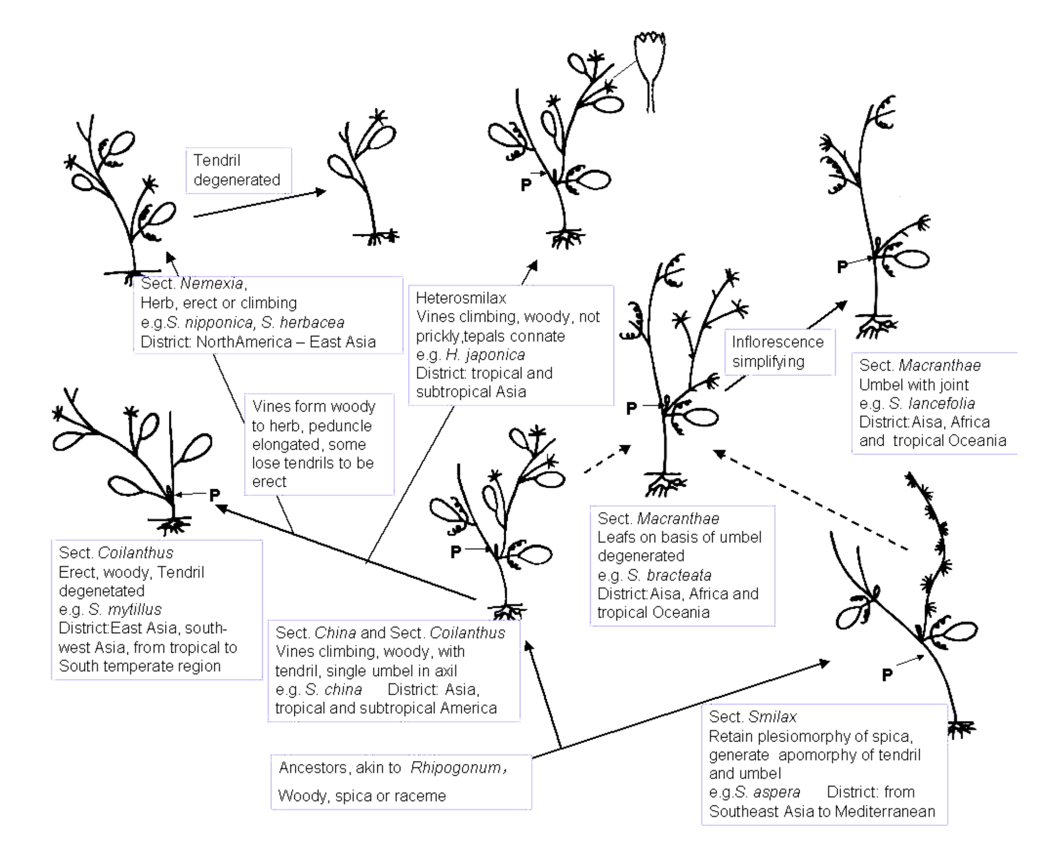


图3 菝葜属和肖菝葜属花序演化趋势(P表示先出叶)

Fig. 3. A possible tendency of evolution of inflorescences in *Smilax* and *Heterosmilax* (P=prophyll).

的草本组有15和13出现；核型以二倍体为主(91.2%)，染色体大小一般在2–6 μm，最大可达到10 μm，一般有3–4对L染色体，以st、sm着丝点染色体为主，多属3B核型，个别种达到不对称的3C型。

本文首次报道了15个种的核型。结合原有报道可见，整个类群的核型变异表现在以下几方面: (1)二型化，多数种为同型核型，但托柄菝葜、黑果菝葜和牛尾菜(木本)等为典型的二型核型，具有一对最长达10 μm的m染色体；(2)多倍化，现已发现2个种为4*x*(银叶菝葜和无刺菝葜)，2个种为6*x*(长托菝葜和粗糙菝葜)，2个种为核型多变的种(卵叶菝葜和菝葜)，卵叶菝葜具有4*x*、6*x*和8*x*三种核型，菝葜具有2*x*、4*x*和6*x*三种核型；3)染色体的微变异，在已分析的38种2*x*核型中，除二型核型外，主要发生在染色体构成上的微量变异；4)基数变化，发现木本种为16，草本种16、15、13都有出现，东亚的两个草本种为16和15，但北美的草本种则以13为主，但也有15出现；结合分子树特征(Fu et al., 2005)可以推测16是该类群的原始基数。

Stebbins (1971)认为高等植物核型进化的基本趋势是由对称向不对称方向发展，在系统演化上处于比较古老或原始的植物，往往具有较对称的核型；不对称的核型通常出现在较进化或特化的植物中。但是，从表3可以看到，在整个菝葜类群中，并未呈现这种

趋势, 较进化的草本组有较高的对称性, 而木本种反而较低。分子树(Fu et al., 2005)清楚地表明北美的草本菝葜是衍生于东亚的草本菝葜, 因此, 在草本组内, 核型从对称向不对称演化的趋势是成立的, 从东亚草本种具有最高的核型对称性(28.1%), 存在m和sm着丝点染色体, 而北美草本种全为st着丝点染色体, 具相对较低的对称性(20.5%)可以看出这一点。在其他几个木本组, 具有很相近的对称性, 仅直立的木本种和肖菝葜属的种类具有相对较高的对称性。形态研究(Koyama, 1960; Chen & Koyama, 2000)认为, 单伞形花序、花被和花丝完全分离、每子房室2胚珠是较原始的性状。因此, 具有这些性状的2个木本组——菝葜组和土茯苓组以及另外2个组——圆锥菝葜组和穗菝葜组的种类在核型上反映出它们的分化不明显。

3.2 菝葜属和肖菝葜属的花序演化分析

花序是菝葜属分类的主要特征之一, Koyama (1960)提出了先出叶的观点, 我们通过多年的标本室和野外实验地观察, 结合核型和演化, 提出了演化的可能趋势(图3), 认为先出叶实际是宿存的芽鳞, 因此在菝葜组和土茯苓组中具花序的分枝(基部具先出叶)与圆锥菝葜组和穗菝葜组中具先出叶、具关节的花序分枝或者有时单个花序着生处具叶的分枝是同源的; 根据Cameron和Fu (2006)的ITS系统树, 认为菝葜科的基部原始类型可能是穗菝葜, 一个具有伞形花序无总花梗呈穗状排列的、广布于地中海, 可延伸至喜马拉雅的种类, 因此, 可以推测菝葜科的祖先的花序类型是接近于百合科的总状或穗状花序的, 即现存的类菝葜属表现的这种特征: 穗状或近总状花序; 而从这种祖先类型, 花序形成了两个分支: 一个分支为菝葜属草本菝葜组、菝葜组和土茯苓组, 以及肖菝葜属的种类为代表的生于叶腋的单个伞形花序, 另一分支为菝葜属圆锥菝葜组种类为代表的分支上叶退化基部具宿存苞片(先出叶)的伞形-圆锥花序, 以及穗菝葜组的穗菝葜为代表的花序: 穗状排列的无总花梗的伞形花序。

3.3 肖菝葜属和菝葜属的进化关系

肖菝葜属在染色体的基数和核型构成上与菝葜属非常一致, x=16; 构成上更接近土茯苓组的种类(具无刺、攀缘和单伞形花序、花丝和花被趋于联合、每室2胚珠等性状), 平均CI值为24.97%, 与土茯苓组直立种(24.72%)十分接近; 形态上仅花被完全联合相区别, 无疑衍生于土茯苓组的祖先。我们首次发现菝葜属与肖菝葜属之间的过渡类型——筐条菝葜, 2n=32, 花被2/3联合, 花粉刺很小, 也具皱波纹饰(Chen et al., 2006)。Cameron和Fu (2006)通过ITS分析, 也发现筐条菝葜和华肖菝葜*Heterosmilax chinensis* Wang之间存在密切的联系, 显示肖菝葜属并不是一单系类群, 而与草本类群和土茯苓组互为姐妹群, 从而揭示了2个属的系统发育关系。赞同Holmes (2002)将肖菝葜属置于菝葜属内的观点, 但我们认为作为肖菝葜亚属subgen. *Heterosmilax*更合适。

3.4 草本种的地位

Mangaly (1968)对北美的草本菝葜8个种进行了形态学与细胞学相结合的研究, 认为北美草本种的染色体基数以13为主, 除一个种(*S. pseudo-china* T. Koyama) 2n=30外, 其余均为26, 并且发现所有北美草本种的染色体均为st型。傅承新和洪德元(1990)及Fu等(1993, 1995)对中国产草本菝葜种类作了细胞学研究, 报道了中国产的牛尾菜的3个居群的染色体数目(2n=30, 即x=15), 而白背牛尾菜2n=32, 其核型均以sm和m着丝点类型为

主, 与北美草本种分化明显。Fu等(2005)通过分子系统学研究, 认为草本菝葜是东亚-北美间断分布的, 起源于东亚。本研究结果从核型上也支持这一观点, 北美草本种核型CI值仅20.5%, 具较低对称性。我们认为草本种起源于染色体基数为*x*=16的菝葜种, 可能与土茯苓组种类有共同祖先(Cameron & Fu, 2006), 而基数15与13的种类是衍生的。北美草本菝葜集中在东部地区, 1979年在美国西部北加州发现的*S. jamesii* G. A. Wallace与东亚的牛尾菜有相近的形态(Wallace, 1979), 但目前尚不知道它的染色体数目。Fu等(2005)从DNA分子树发现该种与美国东部的草本菝葜已有分化, 而与亚洲草本种更接近。

草本菝葜(全为2*x*)是北半球气候变温和后的产物, 并通过东北亚迁移到北美, 达到现有分布状况(Fu et al., 2005)。草本种具有较对称的核型, 草质茎。从分子水平已证实草本菝葜是一个稳定的单系类群(Fu et al., 2005)。东亚产的白背牛尾菜(2*n*=32)是具有原始性状的代表, 而东亚产的牛尾菜(2*n*=30)和北美西部产的*S. jamesii* (2*n*=?)和东部分布的*S. pseudo-china* (2*n*=30)表明在染色体水平上, 东亚与北美草本菝葜种之间存在的联系。因此, 从核型研究也赞同北美学者Mangaly (1968)和Fu等(2005)的观点, 恢复草本组, 根据命名法规的优先率原则, Rafinesque (1825)提出的sect. *Nemexia*为该组的正确组名。

此外, 分布云南的一近似牛尾菜的木本居群2*n*=32(图1: A), 茎是多年生的, 核型具1对大m染色体。从染色体特征和分子树分析可以认为该材料具有独特的特点, 是草本菝葜与木本菝葜之间的过渡类型, 应属于新分类群, 值得进一步研究。

3.5 广布种菝葜的多倍性

菝葜是一个广布种, 以我国亚热带地区分布为主, 往南可达泰国、缅甸和印度支那半岛, 往东北分布到日本和琉球岛屿。Hsu(1967)报道过台湾的菝葜为2*n*=30, Nakajima (1937)和Sato (1942)分别报道了日本的材料*n*=30和2*n*=60, 近年来的研究(傅承新, 洪德元, 1990; 傅承新等, 1992; Fu et al., 1993; 黄爱军等, 1997)表明该种存在2*x*、4*x*和6*x*三种倍性。本研究通过21个居群的研究, 首次发现不同倍性居群的分布规律: 6*x*居群从韩国沿中国山东、江苏、浙江、福建、广东到云南一线分布, 即靠中国大陆的东部及东南部; 4*x*居群的分布, 从中国大陆的四川、贵州、广西一线扩展到我国台湾岛—日本琉球群岛及日本本土, 呈一弧圈分布; 2*x*居群仅在我国大陆中部神农架山区发现。同时, 发现果实大小与染色体倍性不存在关联。

广布种菝葜的2*x*居群(矮小、直立)在湖北西部的发现揭示了一个重要的现象, 即该种的多倍体是后来形成的。本研究认为2*x*居群很可能是4*x*和6*x*居群的祖先之一, 很可能更新世中期台湾岛屿、日本列岛与亚洲大陆分离之前, 菝葜的4*x*居群已广泛分布, 而现在亚洲大陆广泛分布的6*x*居群, 应是在台湾岛、日本岛屿与亚洲大陆分离后才形成的, 时间在新第三纪至更新世后(Zhang & Mizutani, 2004)。Koyama (1960, 1963)在泰国发表的*S. micro-china* T. Koyama (记载分布于中国云南往南至老挝、缅甸、泰国), 从形态描述很接近我们在湖北神农架发现的2*x*核型的菝葜, 很可能是同一种, 但我们在云南从未发现。湖北神农架2x居群和其他多倍性居群已产生地理和生殖隔离, 作为独立的亚种是可行的, 有待对泰国材料进一步做形态、地理分布和DNA分子数据的比较研究。

3.6 分布中心与起源

菝葜科植物广泛分布于世界热带和亚热带, 少数种可扩散到北温带, 如草本种和少

数木本种(鞘柄菝葜和短梗菝葜)。以亚洲和美洲为多数, 只有少数几个种可分布到欧洲、非洲和澳洲(如穗菝葜, *S. kraussiana* Meisn.和*S. australis* R. Br.等)。地质研究表明, 北美和欧洲大陆在白垩纪晚期还连为一体, 通过欧洲和格陵兰岛向美洲的迁移在第三纪早期仍存在(Hamilton, 1983); 而东亚和东北美的植物主要通过第三纪白令海峡大陆桥联系(Tiffney, 1985a), 始新世北美大陆仍覆盖着亚热带常绿阔叶林, 直至中新世中期东亚和东北美的植被才开始分离(Graham, 1972; Leopold & MacGinite, 1972; Wolfe, 1972; Hong, 1993)。分子系统学研究(Fu et al., 2005; Cameron & Fu, 2006)认为东亚和北美的草本菝葜种是一个单系, 而Koyama (1960)的其他各组虽有其主要形态和地理分布, 但界限不明显。本研究和上述资料的综合分析表明: 菝葜科的起源很可能在第三纪地球板块分离以前, 而在板块分离后独立演化, 在亚洲大陆(即我国西南至东南亚北部)分化出现多种类型, 包括肖菝葜与草本菝葜。

我国西南是世界上菝葜属种类最丰富的地区。核型上, 具有2*x*–6*x*的各种核型的种类, 具有独特的二型核型; 形态上, 具有草本的和木本的, 茎直立或攀缘的, 单伞形花序的、圆锥花序的和穗状花序的等各种类群; 具有花被合生的肖菝葜, 无疑是菝葜类群的现代分布和分化中心。

致谢　美国纽约植物园 Ken M. Cameron 博士提供资料并修改英文摘要, 日本千叶大学Kurita教授和琉球大学Denta博士帮助采集部分日本菝葜材料, 中国科技大学研究生院傅祖芸教授提供染色体分析软件, 史树德博士提供部分技术指导, 一并致谢。

参 考 文 献

Cameron K M, Fu C-X. 2006. A nuclear rDNA phylogeny of *Smilax* (Smilacaceae). Aliso 22: 598–605.

Chase M W, Duvall M R, Hills H G, Conran J G, Cox A V, Eguiarte L E, Hartwell J, Fay M F, Caddick L R, Cameron K M, Hoot S. 1995. Molecular phylogenetics of Lilianae. In: Rudall P J, Cutler D F, Humphries D J eds. Monocotyledons: Systematics and Evolution. London: Royal Botanic Gardens, Kew. 1: 109–137.

Chen S-C, Ni S-F, Zhang X-P, Cameron K M, Fu C-X. 2006a. Systematic value of pollen morphology in Smilacaceae. Plant Systematics and Evolution 259: 19–37.

Chen S-C (陈士超), Qiu Y-X (邱英雄), Wang A-L (王艾丽), Cameron K M, Fu C-X (傅承新). 2006b. A phylogenetic analysis of the Smilacaceae based on morphological data. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 44: 113–125.

Chen S-C (陈士超), Seine N N K (赛尼), Fu C-X (傅承新). 2007. Seed coat morphology of Smilacaceae and its systematic significance. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 45: 52–68.

Chen X-Q, Koyama T. 2000. *Smilax* L. In: Wu Z-Y, Raven P H eds. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. 24: 96–117.

Conran J G. 1998. Smilacaceae. In: Kubitzki K ed. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 3. Flowering Plants. Monocotyledons: Lilianae except Orchidaceae. Berlin: Springer-Verlag. 3: 417–422.

Cronquist A. 1988. The Evolution and Classification of Flowering Plants. 2nd ed. New York: New York Botanical Garden Press. 8: 555–556.

Dahlgren R M T. 1975. A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. Botaniska Notiser 128: 119–147.

Dahlgren R M T, Clifford H T, Yeo P F. 1985. The Families of the Monocotyledons. Structure, Evolution and Taxonomy. Berlin: Springer-Verlag.

Dalgaard V. 1986. Chromosome numbers in flowering plants from Madeira. Willdenowia 16: 221–240.

Elkins M S. 1914. The maturation phases in *Smilax herbacea*. Botanical Gazette 57: 32–52.

Fay M F, Mark W C, Nina R, Dion S D, Yohan P, Chris J P, Gitte P, Ole S, Jerrold I D. 2006. Phylogenetics of Liliaceae: summarized evidence from combined analyses of five plastid and one mitochondrial loci. Aliso

22: 559–565

Fedorov A N. 1969. Chromosome numbers of flowering plants. Leningrad: Academy of Sciences of the USSR. 407.

Fu C-X (傅承新), Hong D-Y (洪德元). 1990. A chromosome study on 7 species of *Smilax* L. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 28: 211–222.

Fu C-X (傅承新), Shen C-D (沈朝栋), Zhong G-Q (钟国庆). 1992. The chromosome numbers of 7 species in *Smilax* L. Journal of Wuhan Botanical Research (武汉植物学研究) 10: 381–382.

Fu C-X (傅承新), Shen C-D (沈朝栋), Zhong G-Q (钟国庆), Hong D-Y (洪德元). 1993. Variation and evolution of the karyotype on *Smilax* Ⅱ. Karyotype analysis of seven species from southern China. Chathaya 5: 151–166.

Fu C-X (傅承新), Shen C-D (沈朝栋), Huang A-J (黄爱军). 1995. Variation and evolution of karyotype of Smilacaceae III. Karyotype analysis of 12 taxa from China. Chathaya 7: 105–204.

Fu C-X (傅承新), Shen C-D (沈朝栋). 1997. A new species of *Smilax* from Guizhou, China. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 35: 70–72.

Fu C-X, Kong H-H, Qiu Y-X, Cameron K M. 2005. A molecular phylogenetic study of the herbaceous, East Asian-North American disjunct *Smilax* sect. *Nemexia* (Smilacaceae). International Journal of Plant Sciences 166: 301–309.

Goldblatt P, Johnson D E. 1990. Index to plant chromosome numbers for 1986–1987. St. Louis, MO: Missouri Botanical Garden.

Graham A. 1972. Outline of the origin and historical recognition of floristic affinities between Asia and eastern North America. In: Graham A ed. Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam: Elsevier Publishing Company. 1–18.

Hamilton W. 1983. Cretaceous and Cenozoic history of the Northern Continents. Annals of the Missouri Botanical Garden 70: 440–458.

Holmes W C. 2002. Smilacaceae. In: Flora of North America Editorial Committee ed. Flora of North America. Vol. 26. New York: Oxford University Press.

Hong D-Y (洪德元). 1993. Eastern Asian-North American disjunctions and their biological significance. Cathaya 5: 1–39.

Hsu C C. 1967. Preliminary chromosome studies on the vascular plants of Taiwan (I). Taiwan Museum Special Publication Series. 13: 117–130.

Huang A-J (黄爱军), Shen C-D (沈朝栋), Fu C-X (傅承新). 1997. The chromosome number of 13 species in *Smilax* L. Journal of Wuhan Botanical Research (武汉植物学研究) 15: 279–280.

Judd W S. 1998. The Smilacaceae in the southeastern United States. Harvard Papers in Botany 3: 147–169.

Judd W S, Cambell C S, Kellog E A, Sterens S P F. 1999. Plant Systematics, a Phylogenetic Approach. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc. Publishers. 183–184.

Koyama T. 1960. Materials toward a monograph of the genus *Smilax*. Quarterly Journal of the Taiwan Museum 13: 1–61.

Koyama T. 1963. Studies in the flora of Thailand. Dansk Botanisk Arkiv 23: 193–224.

Koyama T. 1984. A taxonomic revision of the genus *Heterosmilax* (Smilacaceae). Brittonia 36: 184–205.

Levan A, Fredga D, Sandberg A A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas 52: 201–220.

Li Q (林泉). 1990. A new species of *Smilax* L. from Zhejiang. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 28: 71–73.

Lindsay R H. 1930. The chromosomes of some dioecious angiosperms. American Journal of Botany 17: 164–166.

Liu Q (刘泉), Fu Z-Y (傅祖芸). 2000. A system of analyzing plant chromosome image's karyotype. Computer Engineering and Applications (计算机工程与应用) 36: 71–74.

Leopold E B, MacGinite H D. 1972. Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains. In: Graham A ed. Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam: Elsevier Publishing Company.

Mangaly J K. 1968. Cytotaxonomic study of the herbaceous species of *Smilax*: Section *Coprosmanthus*. Rhodora 70: 55–81.

Moore R J. 1973. Index to Plant Chromosome Numbers for 1967–1974. Vol. 90. Utrecht, Netherlands: Regnum Vegetabile.

Moore R J. 1973. Index to Plant Chromosome Numbers for 1967–1971. Utrecht, Netherlands: Regnum

Vegetabile.
Moore R J. 1974. Index to Plant Chromosome Numbers for 1972. Utrecht, Netherlands: Regnum Vegetabile.
Nakajima G. 1937. Cytological studies in some dioecious plants. Cytologia, Fujii jubil Vol.: 282–292.
Ornduff R. 1966. Index to plant chromosome number. Vol. 55. Utrecht, Netherlands: Regnum Vegetabile.
Patterson T B, Givnish T J. 2002. Phylogeny, concerted convergence, and phylogenetic niche conservatism in the core Liliales: insights from *rbc*L and *ndh*F sequence data. Evolution 56: 233–252.
Rafinesque C S. 1825. Neogenyton, Indication of 66 new genera of plants of North America. Lexington: University of Kentucky.
Rudall P J, Stobart K L, Hong W P, Conran J G, Furness C A, Kite G C, Chase M W. 2000. Consider the lilies: systematics of Liliales. In: Wilson K L, Morrison D A eds. Monocots: Systematics and Evolution. Victoria: CSIRO Publishing. 347–359.
Sato D. 1942. Karyotype alteration and phylogeny in Liliaceae and allied families. Japanese Journal of Botany 42: 57–161.
Stebbins G L. 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Edward Arnold.
Takhtajan A L. 1997. Diversity and Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press.
Thorne R F. 1983. Proposed new realignments in the angiosperms. Nordic Journal of Botany 3: 85–117.
Thorne R F. 2000. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class angiospermae. Botanical Review 66: 442–624.
Tiffney B H. 1985. Perspectives of the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. Journal of the Arnold Arboretum 66: 73–94.
Vijayavalli B, Mathew P W. 1987. Cytology of five species of *Smilax* from south India. The Nucleus 30: 57–60.
Vijayavalli B, Mathew P W. 1989. Karyomorphology of five South Indian species of *Smilax* L. Cytologia 54: 65–72.
Wang F-Z (汪发缵), Tang J (唐进). 1978. *Smilax* L. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 15: 181–245.
Wolfe J A. 1972. An interpretation of Alaska Tertiary floras. In: Graham A ed. Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam: Elsevier Publishing Company. 201–233.
Wallace G A. 1979. An overlooked new species of *Smilax* (Smilacaceae) from northern California. Brittonia 31: 416–421.
Xu J-M (许介眉). 1986. Two new species of Liliaceae from Sichuan. Bulletin of Botanical Research (植物研究) 6: 67–70.
Zhang Q-L (张庆龙), Mizutani S. 2004. From Plate Tectonics to Terrane Concept. Jiangsu Geology (江苏地质) 28: 1–6.